

臭蜚螂体壁表面结构及其与减粘脱附功能的关系

程红¹, 孙久荣¹, 李建桥², 任露泉²

(1. 北京大学生命科学学院, 北京 100871; 2. 吉林工业大学农机工程研究院, 长春 130025)

摘要: 采用扫描电镜技术观察并描述了臭蜚螂 *Copris ochus* 头部、胸腹部和足部体表上的凹陷和刚毛的结构。发现有 4 种简单的凹陷, 其三维结构、边缘类型和位于凹陷中央的带孔刚毛的长度在身体不同部位均有不同。体壁上还有中央具隆起的凹陷, 其中心具带孔刚毛; 或缺中心刚毛但在其半环状外边沿上具一小刚毛的凹陷。简单凹陷广泛分布于除腹部以外的各部分, 但具中央隆起的凹陷仅出现在前胸背板, 具半环状外边沿的凹陷出现在腿节上。在鞘翅纵沟纹的念珠状结中有管状开口。体壁上还有大小和形状不同的刚毛, 它们不同于生于凹陷的刚毛。凹陷和刚毛的分布及形态构成体表的非光滑表面, 作者探讨了这些结构与体表减粘脱附功能的关系。

关键词: 臭蜚螂; 体壁凹陷; 非光滑表面; 减粘脱附仿生学

中图分类号: Q965 文献标识码: A 文章编号: 0454-6296 (2002) 02-0175-07

Structure of the integumentary surface of the dung beetle *Copris ochus* Motschulsky and its relation to non-adherence of substrate particles

CHENG Hong¹, SUN Jiu-Rong¹, LI Jian-Qiao², REN Lu-Quan² (1. College of Life Sciences, Peking University, Beijing 100871, China; 2. Research Institute for Agricultural Machinery Engineering, Jilin University of Technology, Changchun 130025, China)

Abstract: Understanding the integument structure of edaphic insects helps discover the unstickness mechanism of these insects and offer clues for bionics. Scanning electron microscopy (SEM) was used to observe the structure of pits and setae of the integument of the head, body and legs of the dung beetle, *Copris ochus* Motschulsky. Four kinds of simple pits were found, that varied from one part of the body to another in their dimensions, types of rims and the length of a centrally located, socketed seta. In addition, there were pits that had a mound in the center containing a central socketed seta, and pits that lacked a central seta, but had a small one at the top of a semicircular rim. Simple pits, of one kind or another, occurred widely over the body, except for the abdomen; pits with mounds were present on the prothorax, and those with semicircular rims only on the tibia. There also were openings of ducts in the nodes of elytral grooves that often contained accumulations of some substance. There was a variety of sizes and types of setae other than those associated with pits, especially on the head and legs. The distribution and form of pits and setae forms unsmooth surface which minimize adherence of particles to body surface, but secretions and cuticular chemicals also may contribute to the non-adherent properties of these insects.

Key words: *Copris ochus*; integument pits; unsmooth surface; nonadherent bionics

在机械工程中, 粘附问题普遍存在于以粘湿松散物料为对象的地面机械触土部件上, 严重影响机械的工作效率和使用寿命。人们在长期实践中从不同角度研究了土壤粘附机理, 也提出各种假说, 但仍没有根本解决触土机械部件的减粘脱附的关键技术问题。而在泥土或粪便中生活的动物常具有某种

机制来避免泥土或粪便颗粒粘在它们的身体表面。如蚯蚓可分泌粘液粘住这些颗粒, 当身体离开粘土时将它们留在身后。还有一些没有大量分泌粘液的动物种类也能在潮湿的土壤或粪便中运动, 粘性颗粒也不粘在其身体外表面, 臭蜚螂 *Copris ochus* 就是其中一种。

基金项目: 国家自然科学基金重点项目 (59835200)

第一作者简介: 程红, 女, 1945年6月生, 硕士, 教授。研究方向: 动物学, 脊椎动物比较解剖学。E-mail: jinhua@pku.edu.cn

收稿日期 Received: 2000-11-08; 接受日期 Accepted: 2001-06-03

已有不少文献报道了多种粪金龟和金龟如 *Copris lunaris*, 屎蜣螂 *Onthophagus*, *Heliocopris*, 蔗犀金龟 *Euetheola humilis* 和丽金龟 *Anomala osakana* 等的形态学、感觉器官、内分泌、信息素、食性和行为等的研究和描述 (Crowson, 1981; Forrest *et al.*, 1995; Forrest *et al.*, 1997; Leal, 1996; Leal *et al.*, 1999)。臭蜣螂以粪便为食, 在其所有发育阶段均生活在潮湿的和有粘性的介质中。其数量多, 体型大, 容易捕捉和观察。因此使我们选择这一种作为观察研究的对象。采用扫描电镜观察了这种昆虫的体表结构, 分析其结构特征, 以试图揭示其减粘脱附的生物学机制, 为进一步仿生减粘脱附工具提供依据。

1 材料与方 法

野外和实验室观察了大约 200 只臭蜣螂的外部形态。取其中成体雄性 4 只 (体长 21.23 mm), 成体雌性 4 只 (体长 22~26 mm) 用于扫描电镜观察。所用臭蜣螂于 1999 年夏、秋季采自北京市延庆县和辽宁省义县。用 10% 甲醛固定后将蜣螂身体分解为头、前胸、中后胸及腹部、鞘翅等几部分, 用酒精 (70%、80%、90%、95%、100%) 逐步脱水, 每一个步骤所用时间约为 24 h。临界点干燥持续 3 h 后, 用离子溅射仪 (ion sputter jsc-1100) 喷金, 最后用 JSM/-35 CF 扫描电镜进行观测。

2 结 果

2.1 外部形态

臭蜣螂成体长约 20~30 mm, 黑色, 有光泽, 散发着不同于所食粪便的异味。头较扁平, 略成扇面状, 唇基占其大部分, 雌雄异形明显。雄性头背部的中央有一个强壮的向前突再弯向后上方的角状突起, 其端尖锐, 长约 5~9 mm; 雌性在同一部位有扁平的横向低平的隆突, 隆突左右侧有小突起。雄性的前胸背板显著大于雌性的, 也大于其他体节, 中央有两个大的呈三棱形角状隆突, 两侧各有一个犬齿状小突起, 大小突起之间有深的凹陷; 雌性的前胸背板中央前方有较低的隆起, 两侧有较浅的凹陷。除特有的强壮的角状突起外, 雄性的头、背部的起伏不平的隆突和凹陷程度比雌性的更为明显 (图 1)。

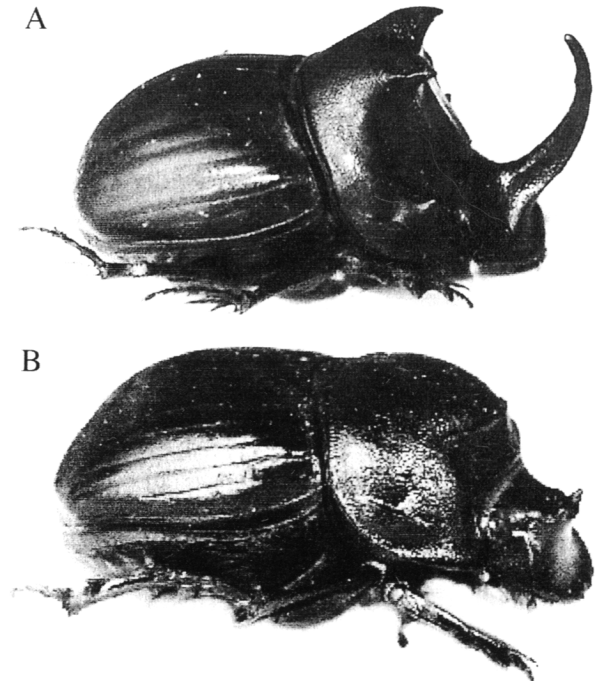


图 1 臭蜣螂成虫形态 (A 为雄性, B 为雌性)

Fig. 1 Adults of the dung beetle, *Copris ochus*

A. 雄性 male; B. 雌性 female

一对触角为鳃叶状, 着生于头腹面的两侧, 8 节。触角的鳃叶部表面覆以密集的绒毛, 绒毛间生有稀疏较长的软毛。一对复眼从触角的两侧向上达于头背面。

足强壮有力。前足粗大; 腿节粗壮, 圆柱状, 其腹脊生有几乎与其垂直的长刚毛, 长度可达 1 mm; 胫节较宽大, 外侧呈宽锯齿状, 便于切割粪便和掘洞, 远端有一个端距。跗节 5 节。左、右中足远离, 适于抱粪球, 其胫节有两个相邻的端距; 后足胫节有一个端距。前、后足的胫节在外、内侧脊上有较粗大的刚毛; 跗节的 5 个小节粗细彼此相差较大, 每一小节上的脊线明显, 沿内侧脊线生有一排长刚毛; 每一小节的前外侧生有一簇刚毛。所有足的端部均有两个爪。

腹部 6 节, 纹理平滑而有光泽。体壁和鞘翅坚硬而光滑。除了腹部尖端, 鞘翅几乎完全覆盖腹节的背部, 其表面有较为明显的纵向的平行沟纹, 彼此间隔约 1.2 mm。

头部前沿、口器周围和胸部腹面有密集的棕色长毛。

2.2 体表扫描电镜观察

2.2.1 头部: 头的背表面有密集排列的长形凹陷, 凹陷中央生有短刚毛; 它们以角突为中心呈放射状

排列(图版 I: 1、2); 从中央角突向四周排布的凹陷在大小、形状、走向和密度上有明显不同; 正中角突两侧基部的坑, 深约 $16 \sim 30 \mu\text{m}$, 长约 $50 \sim 100 \mu\text{m}$ 。坑沿延绵起伏, 呈波浪形田埂状; 位于头部较外侧的凹陷, 其中央有小窝, 从窝中突出短的刚毛, 长度约为 $15 \mu\text{m}$, 刚毛指向外周; 刚毛基部呈小球状, 向毛尖逐渐变细。

2.2.2 前胸: 前胸背面普遍有与头背部相似的凹陷(图版 I: 3), 而且凹陷中央普遍有小毛窝和短刚毛; 凹陷的凹面和刚毛尖端朝向后缘; 电镜下也可见无刚毛的凹陷, 但中央具孔或裂缝(图版 I: 5), 直径约为 $8 \sim 9 \mu\text{m}$; 在前胸后缘最外侧有形状像铜钱样圆形凹陷, 靠外缘的凹陷较大, 直径在 $50 \sim 100 \mu\text{m}$ 之间; 在前胸后缘有几排中央有乳头状突起的凹陷, 深约 $25 \sim 35 \mu\text{m}$, 长径 $50 \sim 100 \mu\text{m}$; 凹陷中央呈小丘状或乳头状隆起, 隆起基部直径约为 $33 \sim 43 \mu\text{m}$, 高 $10 \sim 12 \mu\text{m}$; 在一些凹陷中央有一根短刚毛, 基部在直径为几个微米的中央毛窝中, 从隆起处突出(图版 I: 4); 有的凹陷中央无刚毛, 代之以裂缝状孔。

2.2.3 前足: 沿腿节的外背侧脊有长刚毛, 刚毛

朝向腿节腹侧; 在腿节的外背侧脊和腹脊之间的表面有浅的圆形或椭圆形凹陷(图版 I: 6), 直径在 $58 \sim 85 \mu\text{m}$ 之间; 每一个凹陷中央有长约 $8 \sim 20 \mu\text{m}$ 、坐落在一个毛窝中的短刚毛; 在外背侧脊的侧面有直径为 $130 \mu\text{m}$ 的大而深的孔, 一些孔中具刚毛; 腿节腹脊有几乎与腹脊垂直的长刚毛, 长度可达 1mm , 其上有钝形齿; 在胫节宽大的腹面具有大量较浅的长形凹陷, 最长径为 $100 \sim 130 \mu\text{m}$; 凹陷有规律排列, 朝向外侧, 长轴与胫节长径基本平行; 凹陷中部侧面围以半圆形突出的边沿(图版 II: 7)。凹陷中央无刚毛长出, 但从半圆形边沿中部有短刚毛向胫节内侧突出, 作为这个边沿向外生长的部分, 而不是从毛窝中长出; 与前足的腹面和侧面相比, 其背面的大部分表面光滑无凹陷, 有少量分散的凹陷和短刚毛; 但有一个例外区域, 即在腿节基部的背表面呈海绵状凹凸不平, 其上杂生有排列不整齐的长、短刚毛, 大部分是突出表面约 $7 \sim 10 \mu\text{m}$ 的短刚毛, 少部分是 $60 \mu\text{m}$ 左右的长刚毛, 长刚毛的表面具小锯齿(图版 II: 8)。

2.2.4 中、后足: 与前足比较, 中足和后足的腿节无椭圆形凹陷, 仅在腹面靠近胫节一端有少许长

表 1 臭蜚螂体壁凹陷的种类和特征比较

Table 1 The comparison of kinds and characteristics of integument depressions of *Copris ochus*

凹陷种类 Kind of depression	位置 Location	形状 Shape	深度 (μm) Depth	最长径 (μm) Longest diameter	边缘 Edge	隆起 Mound	刚毛 (μm) Seta
小凹陷 small pits	头部胸部 head prothorax	圆形, 椭圆形, 沟状 circular, oblong, furrowed	10 ~ 15	50 ~ 100	光滑 smooth	无 no	位中央 (15) centrally positioned
大凹陷 large pits	中胸后胸 mesothorax metathorax	椭圆形 oblong	10 ~ 15	60 ~ 115	光滑 smooth	无 no	位中央 (60 ~ 160) centrally positioned
浅盆状凹陷 basins	前足腿节 femur	圆形至椭圆形 circular to oblong	4 ~ 6	58 ~ 85	光滑 smooth	无 no	位中央 (8 ~ 20) centrally positioned
具乳突的凹陷 mammilate pits	前胸 prothorax	椭圆形 oblong	25 ~ 35	60 ~ 100	光滑 smooth	有 yes	位中央 (22 ~ 39) centrally positioned
弓形凹陷 arcuate pits	前足胫节 tibia	椭圆形 oblong	10	100 ~ 130	弓形 arcuate rim	无 no	位边缘 (19 ~ 32) marginally positioned
纵沟 longitudinal groove	鞘翅 elytron	念珠状 nodal channels	难以测定 difficult to measure	3 ~ 4	光滑 smooth	无 no	无 no

刚毛，但在大部分的表面上分布极短的刚毛；胫节在外、内侧脊上有较粗大的刚毛；跗节的 5 小节粗细彼此相差较大，每一小节上的脊线明显，沿内侧脊线生有一排长刚毛；每一小节的前外侧生有一簇刚毛。

2.2.5 中胸和后胸：在中胸和后胸的腹面体表有简单而长形的凹陷，类似于头部的凹陷，但稍大，长径 60~115 μm ，深 10~15 μm ；每一个凹陷中突出一根长刚毛，长度为 60~160 μm ，毛全部倒向身体后方。

2.2.6 鞘翅：鞘翅表面的纵沟在扫描电镜下呈念珠状；念珠间隔约 150 μm ，间隔处宽为 58 μm ，念珠处宽约为 100 μm （图版 II：9）。在念珠区域的中央有小小的孔道，直径仅 3~4 μm 左右，孔道垂直向下进入坚硬的鞘翅中。在孔道处可见有聚集的结晶状物质（图版 II：9 右上角）。鞘翅边缘的结构在雄性和雌性有所不同；雄性在此有十数排覆瓦样排列整齐的鱼鳞状刻纹，并在其间每隔 50~80 μm 有一根朝向内侧的平均长度为 25 μm 的刚毛（图版 II：10）；雌性没有上述结构，但在这一部位有 1~2 排垂直孔道，孔口直径不超过 8 μm ；鞘翅侧缘具刚毛。这些刚毛不同于其他区域，刚毛上具有尖锐的齿突（图版 II：11）。

2.2.7 非细胞表皮突起：在蜚螂身体的不同部位的表面由于分布众多无一定规则走行的裂纹或窄缝而变得十分粗糙（图版 I：2、6，图版 II：7、9）。

通过扫描电镜观察，臭蜚螂体壁有各种凹陷（包括孔洞和纵沟）。表 1 为这些凹陷的种类和特征。

3 讨论

臭蜚螂体壁表面具有的刚毛、凹陷、鞘翅纵沟等结构，以及不同于文献报道的皱纹、小皱纹或细微皱纹的大量裂纹或窄缝（Ren *et al.*, 1999）构成蜚螂体表的非光滑表面，这些非光滑表面具有减粘脱附的功能。

臭蜚螂体壁表面具有不同类型的凹陷。那些最普通的、广泛分布于身体各处的凹陷是较小的、圆形到椭圆形的凹陷。它们的中央有一个毛窝，中间生出一根刚毛。不同部位的凹陷在其深度、直径和刚毛的长度以及周围边缘的形态等方面均有不同。文中描述了 5 种凹陷，并总结在表 1 中。例如，在中、后胸部的凹陷具有很长的刚毛，前胸的凹陷有

一个中央隆起，而在腿部的凹陷有的较浅，有的较深。而这些不同类型可能只是在同一个功能类型下的、但具有微小差别结构。在所有这些不同凹陷中央的具毛窝的刚毛与 Keil 和 Steinbrecht（1984）以及 Steinmann（1981）描述的结构相似。它们发生于一个毛原细胞的长胞突；当这个突起在发育或蜕皮期间延伸，并通过一个环状的膜原细胞，由膜原细胞形成毛窝的壁（Wigglesworth, 1967）。这样的刚毛，其功能可能是具有触觉功能（Dethier, 1953）。另外有两种凹陷具有明显不同的功能。具有弓形突起边缘的凹陷，刚毛从边沿中部向外突出，而不是位于凹陷中。这种刚毛没有毛窝，可能不具触觉功能。在鞘翅纵沟的念珠底部的孔道很可能是分泌管道。一些结晶状物质聚集在孔道的开口周围，可能是其分泌物或体表脏物。这些管道通向腺体，可能是真皮腺体的管道（Wigglesworth, 1967）。

这些凹陷和刚毛主要集中在要求得到感觉反馈的部位，以捕捉和处理食物（在头部、口器上），或处理周围土粒（在附肢上），或在触角（主要的感觉器官）上，构成非光滑表面。科学家在研究和寻找如何减少运动阻力和粘附时，已经发现，对于水生和空中飞行动物而言，阻力和粘附最小的是某种程度的非光滑表面，而不是光滑的表面。如同蜚螂一样，蚯蚓、穿山甲等土壤动物与土壤接触的表面都呈现程度不同的非光滑状。土壤的粘附力主要是指土壤与外物接触点分子间引力、土壤水在接触界面的毛细管力、界面土壤发生粘闭形成的空气负压等因素以及一种趋于将界面分开减少粘附力的“楔开”压力有关。凹陷和突起等非光滑表面可有效地减少土壤接触和粘附表面，降低界面的空气负压，凹陷还产生有气、无土和无水区，限制连续水膜的形成，并使“楔开”压力增加（Qaisrani *et al.*, 1992），改善界面的润滑，增加减附作用。

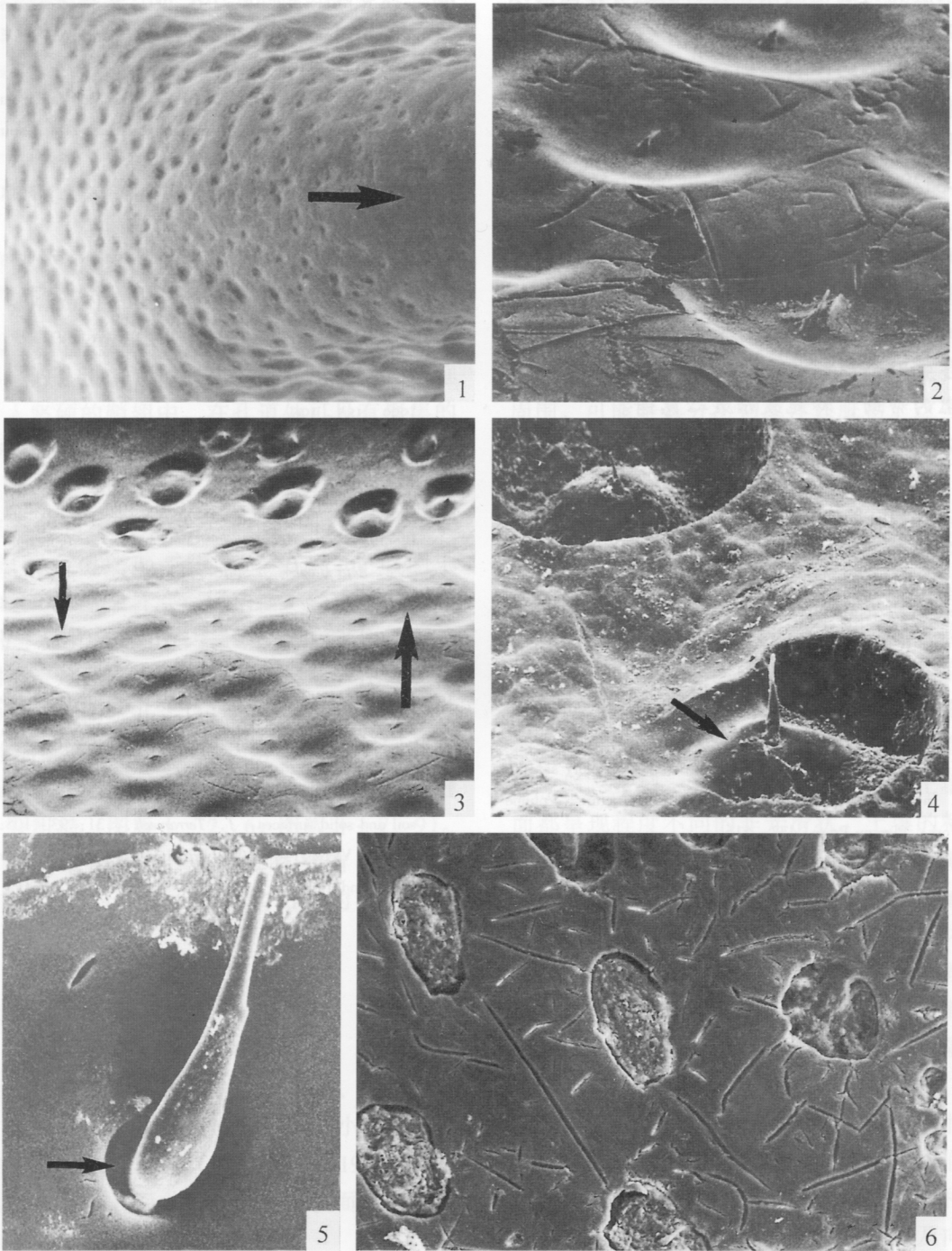
蜚螂体表有较大和较长的刚毛，它们不是位于凹陷中，而是分布在身体不同部位。各种刚毛在体表构成柔性界面，它们排列的方向以及向外、向后弯曲的方式，使得当其通过土层时，土壤颗粒可能会偏斜方向，而不是被这些突起维持在原处（Tong *et al.*, 1994a, 1994b），其作用也适应于上述分析，起到脱附的作用。它们还可能是具有触觉功能。昆虫上表皮含有蜡质和油性物质可能为不规则体表提供拒水性能（Ren *et al.*, 1997；Ren *et al.*, 1998；Ren *et al.*, 1999；Ton *et al.*, 1994a, 1994b）。

我们认为上述这些非光滑表面可使体表与周围粘性颗粒之间的粘附减少到最低程度, 而体表的分泌物及表皮的化学特性对此种昆虫的减粘脱附也有作用。此项研究为工程机械和材料制造等方面的减粘脱附新的仿生学理论和方法提供了有用的资料和证据。我们仿蜚螂的体表结构, 将犁壁、铁铧和饭铲的表面做成非光滑状, 初步试验结果显示, 这种外形是有助于降低阻力、减粘脱附、并能增加效率 (Sun *et al.*, 2001)。

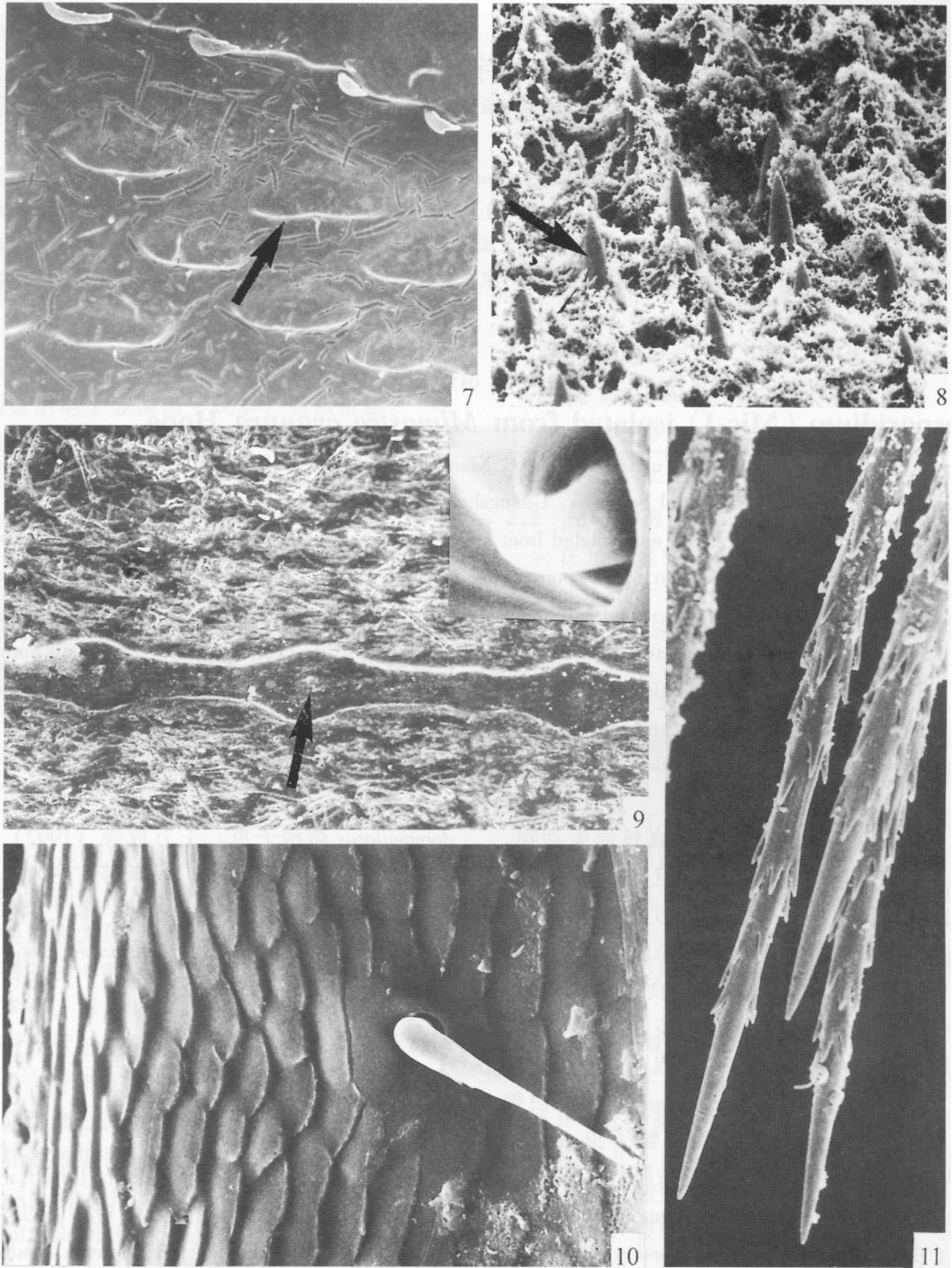
致谢 中国科学院动物研究所章有为先生对本课题的设计和构思提出了宝贵意见; 中国科学院生物物理研究所徐伟先生、微生物所谢家仪女士及北京大学生命科学学院陈茂生、贾英第、白万红等同志提供了技术上的帮助, 特此表示衷心感谢。

参 考 文 献 (References)

- Crowson R A, 1981. *The Biology of the Coleoptera*. New York: Academic Press. 215-680.
- Dethier V G, 1953. Mechanoreception. In: Roeder K D ed. *Insect Physiology*. New York: John Wiley & Sons. 523 - 543.
- Forrest T G, Farris H E, Hoy R R, 1995. Ultrasound acoustic startle response in scarab beetles. *J. Experi. Biol.*, 198: 2 593 - 2 598.
- Forrest T G, Read M P, Farris H E, 1997. A tympanal hearing organ in scarab beetles. *J. Experi. Biol.*, 200: 601 - 606.
- Keil T A, Steinbrecht R A, 1984. Mechanosensitive and olfactory sensilla of insects. In: King R C, Akai H eds. *Insect Ultrastructure*. Volume 2. New York: Plenum Press. 477 - 516.
- Leal W S, 1996. Chemical communication in scarab beetles: reciprocal behavioral agonist-antagonist activities of chiral pheromones. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 93: 12 112 - 12 115.
- Leal W S, Zarbin P H G, Wojtasek H *et al.*, 1999. Biosynthesis of scarab beetle pheromones-enantioselective 8-hydroxylation of fatty acids. *Eur. Biochem.*, 259: 175 - 180.
- Qaisrani A R, Chen B C, Ren L Q, 1992. Modified and unsmoothed plow surfaces: a means to reduce plowing resistance. *Agri. Engin. J.*, 1 (3): 115 - 124.
- Ren L Q, Wan Y P, Li J Q *et al.*, 1997. Unsmooth surface and their characteristics of reducing adhesion and resistance of soil animals. *Chinese Science Bulletin*, 92 (17): 1 887 - 1 889. [任露泉, 王云鹏, 李建桥等, 1997. 土壤动物非光滑体表及其防粘降阻特性. 科学通报, 92 (17): 1 887 - 1 889].
- Ren L Q, Wan Y P, Li J Q, 1998. Flexible unsmoothed cuticles of soil animals and their characteristics of reducing adhesion and resistance. *Chin. Sci. Bull.*, 43 (2): 166 - 169.
- Ren L Q, Yan B Z, Cong Q, 1999. Experimental study on bionic non-smooth surface soil electro-osmosis. *Intern. Agri. Engin. J.*, 1999. 185 - 196.
- Steinmann H, Zombori L, 1981. *An Atlas of Insect Morphology*. Budapest: Akademiai Kiado. 294-299, 306 - 309.
- Sun J R, Cheng H, Cong Q, Li L Q, Chen B C, Ren L Q, 2001. Bionic study on *Copris ochus* Motschulsky for reduction of soil adherence. *Acta Biophysica Sinica*, 17 (4): 785 - 793. [孙久荣, 程红, 丛茜, 李建桥, 陈秉聪, 任露泉, 2001. 蜚螂 (*Copris ochus* Motschulsky) 减粘脱附的仿生学研究. 生物物理学报, 17 (4): 785 - 793].
- Tong J, Ren L Q, Chen B C, 1994a. Geometrical morphology, chemical and wettability of body surfaces of soil animals. *Agri. Engin. J.*, 3: 59 - 68.
- Tong J, Ren L Q, Chen B C, 1994b. Characteristics of adhesion between soil and solid surfaces. *J. Terramech.*, 31: 93 - 105.
- Wigglesworth V B, 1967. *The Principles of Insect Physiology*. London: Butler and Tanne.



1. 雄性头部背面角突 (箭头所示) 周围凹陷 pits around the dorsal surface protrusion (arrow) of a male head (100 ×);
2. 雄性头背部鱼鳞坑放大, 可见大量裂纹 pits on the dorsal surface of the head of a male to show the central setae with holes and cracks (400 ×);
3. 雄性前胸背板背面凹陷及后缘带中央隆起的凹陷 (小箭头显示凹陷中央孔, 大箭头指向背板后缘及凹陷方向) posterior edge of a male's pronotum showing mammillate pits and plain pits (small arrow), large arrow indicating the edge and the direction in which the holes point (100 ×);
4. 雄性前胸背板后缘的凹陷 (箭头示中央隆起) 放大 mammillate pits of a male's pronotum showing its mound (arrow) bearing a seta (2 000 ×);
5. 雌性前胸背板凹陷中央带孔 (箭头) 刚毛 a central seta of a pit on a female's pronotum showing its hole (arrow) in its base (2 200 ×);
6. 雄性前足腿节腹面浅椭圆形凹陷 shallow basins below the subdorsal ridge on the ventral surface of the foreleg femur of a male (250 ×)



7. 雄性前足胫节腹面围以半圆形突起边缘 (箭头) 的浅长形凹陷 arcuate pits on the ventral surface of the foreleg tibia of a male showing the elevated semicircular rims (arrow) on the medial edge (250 ×);
8. 前足腿节基部背面蓬松的表面及短刚毛 (箭头) dorsal surface of the base of the foreleg femur of a dung beetle showing the spongy texture of the integument and short setae (arrow) (1 600 ×);
9. 鞘翅表面念珠状纵沟及念珠中央孔道 (箭头所示), 右上角为孔道放大 longitudinal node grooves and the channel in the nodes in the elytron of a male (130 ×), right above is the hole in the groove (12 000 ×);
10. 雄性鞘翅背面外缘的鱼鳞状刻纹 plates and seta on the lateral edge of the elytron of a male (1 200 ×);
11. 雌性鞘翅外缘带锯齿的刚毛 setae on the lateral edge of the elytron of a female (1 600 ×)